Wikipedia

# *Apatosaurus*

***Apatosaurus***, is een geslacht van plantenetende sauropode dinosauriërs, behorend tot de Diplodocidae, dat tijdens het Laat-Jura, 150 miljoen jaar geleden, leefde in het gebied van het huidige Noord-Amerika.

***Apatosaurus***

**Status:** **Uitgestorven, als fossiel bekend**

**Taxonomische indeling**

| | |
|---|---|
| Rijk: | Animalia (Dieren) |
| Stam: | Chordata (Chordadieren) |
| Klasse: | Reptilia (Reptielen) |
| Infraklasse: | Archosauromorpha |
| Superorde: | Dinosauria (Dinosauriërs) |
| Orde: | Saurischia |
| Onderorde: | Sauropodomorpha |
| Infraorde: | Sauropoda |
| Familie: | Diplodocidae |

**Geslacht**

***Apatosaurus***

Marsh, 1877

**Typesoort**

***Apatosaurus ajax*** **Marsh, 1877**

Afbeeldingen op Wikimedia Commons

*Apatosaurus* op Wikispecies

**Portaal** **Biologie** **Herpetologie**

*Apatosaurus* werd in 1877 ontdekt en kreeg dat jaar van Othniel Charles Marsh zijn naam, die zoiets als "bedrieglijke saurïër" betekent. De eerstbenoemde typesoort is *Apatosaurus ajax*. In 1879 benoemde Marsh een sterk gelijkende soort als *Brontosaurus excelsus*. Dit tweede geslacht, *Brontosaurus* ("donderhagedis"), zou een veel bekendere naam worden dan *Apatosaurus*. Marsh en na hem anderen, benoemden in totaal nog eens negen soorten van beide geslachten. Tegenwoordig wordt van de meeste daarvan aangenomen dat het niet echt aparte soorten zijn of het om heel andere dinosauriërs gaat. *Brontosaurus excelsus* wordt wel als een aparte soort gezien maar werd, vanwege de grote gelijkenis, sinds 1979 meestal in het geslacht *Apatosaurus* ingedeeld als *Apatosaurus excelsus*. De naam die het grote publiek het best kende, verviel dan. In 2015 concludeerde een gezaghebbende studie echter dat het toch beter was een apart geslacht *Brontosaurus* voor deze soort te onderscheiden. Een derde echte soort is *Apatosaurus louisae*. Er zijn duizenden fossielen van *Apatosaurus* gevonden, waaronder een dozijn min of meer complete skeletten. Daardoor kreeg de wetenschap een goed beeld van hoe het dier eruitzag.

*Apatosaurus* behoorde tot de grootste landdieren aller tijden. Het dier had een lange nek en staart en een brede romp die op vier rechte krachtig gespierde poten stond. Hij kon zeker 4,5 meter hoog, 25 meter lang en 25 ton zwaar worden. *Apatosaurus* was daarmee zwaarder dan de verwante *Diplodocus*. De laatste werd echter langer. *Apatosaurus* had een in verhouding kleine kop, zo'n 55 centimeter lang. De kaken hadden voorin lange, dunne tanden die als een hark naalden en twijgjes van naaldbomen schraapten. Die werden heel ingeslikt, misschien door gastrolieten, maagstenen, vermalen en in de grote buikholte verteerd. *Apatosaurus* had vijf tenen per poot. Aan elke achterpoot zaten drie klauwen, aan elke voorpoot één.

Vroeger werd een fout beeld gegeven van wat toen simpelweg *Brontosaurus* genoemd werd. Hij zou te zwaar zijn geweest om op het land te lopen en dus in het water hebben moeten leven. Zijn staart zou afgehangen hebben. Daarbij werd hij afgebeeld met een foute veel te korte kop, geleend van *Camarasaurus*, omdat Marsh de echte niet had kunnen vinden. Tegenwoordig is de juiste schedel bekend en weten we ook dat *Apatosaurus* op het land leefde en zijn staart horizontaal hield. *Apatosaurus* kon zijn nek niet erg ver omhoogbuigen en at of wat lagere begroeiing of, rustend op de achterpoten en staart, waarvan de zachtere weefsels onderaan door werveluitsteeksels beschermd waren, van de hoogst bereikbare takken uit de bomen. Door zijn lichaamsgewicht, een vervaarlijke zweepstaart en misschien kuddegedrag, kon *Apatosaurus* zich verdedigen tegen roofdieren als *Allosaurus*.

# Inhoud

**Vondsten en naamgevingsgeschiedenis**
- Marsh benoemt drie geslachten
- Riggs stelt *Brontosaurus* aan *Apatosaurus* gelijk
- Holland ontdekt de ware schedel van *Apatosaurus*
- Moderne erkenning van kop en prioriteit van *Apatosaurus*
- *Brontosaurus* herleeft
- Soortenlijst

**Beschrijving**
- Algemene bouw en grootte
- Schedel en onderkaken
- Postcrania
  - Wervelkolom
  - Ledematen
- Weke delen
- Verschillen tussen de soorten

**Fylogenie**

**Levenswijze**
- Habitat en dieet
- Interacties met andere dinosauriërs

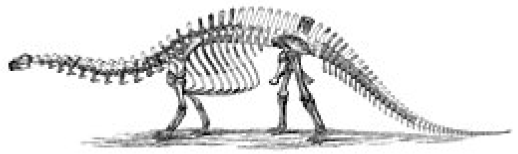
# Vondsten en naamgevingsgeschiedenis

## Marsh benoemt drie geslachten

In 1877 vonden de geoloog Arthur Lakes en zijn vriend kapitein Henry Beckwith bij Morrison in Colorado, een groot heiligbeen van een dinosauriër. Lakes stuurde wat andere botten naar de paleontoloog professor Othniel Charles Marsh met de vraag of die er belang in stelde dat Lakes en Beckwith voor hem tegen betaling verdere opgravingen zouden verrichten. Een maand lang hoorden ze niets en toen stuurde Lakes ook wat fossielen naar de rivaal van Marsh, Edward Drinker Cope. Toen Marsh dat vernam, ging hij onmiddellijk tot actie over en stuurde Lakes een brief met een bijgevoegde cheque van $100,- waarin hij hun aanbod alsnog aannam. De vergroeide wervels, specimen YPM 1835, benoemde hij in juli 1877 als *Titanosaurus montanus*; toen die naam al bezet bleek, veranderde hij die in *Atlantosaurus*. Het ging hier om de resten van een sauropode uit wat een van de rijkste dinosauriërvindplaatsen ter wereld zou blijken te zijn: de Dinosaur Ridge bestaande uit beenderlagen die zich mijlenver uitstrekten. Lakes en Beckwith openden hierin tien groeven. De vindplaats maakt deel uit van wat later de Morrisonformatie genoemd zou worden, die dateert uit het Kimmeridgien-Tithonien, ongeveer 150 miljoen jaar oud.

Nog in 1877 vonden ze een vrij compleet skelet van een sauropode, met delen van de wervels en het bekken. Die zonden ze eerst naar Cope, maar die was tot zijn ergernis gedwongen de fossielen weer aan Marsh af te staan toen bleek dat die ze gekocht had. Marsh beschreef en benoemde dat jaar het specimen, met inventarisnummer **YPM 1860**, als holotype van een nieuw geslacht en soort: *Apatosaurus ajax*. De geslachtsnaam is afgeleid van het Klassiek Griekse ἀπάτη (*apatè*), "bedrog", een verwijzing naar het feit dat de *chevrons*, uitsteeksels aan de onderkant van de staartwervels, op die van de Mosasauridae lijken, iets waar

Marsh eerst door in verwarring was gebracht. De soortaanduiding verwijst naar de Griekse held Aias de Grote vanwege de reusachtige omvang van het dier. Hij benoemde ook een tweede soort van het geslacht: *A. grandis*, "de grote". In 1878 volgde een nieuwe soort van *Atlantosaurus*, *Atlantosauris immanis*, specimen YPM 1840.

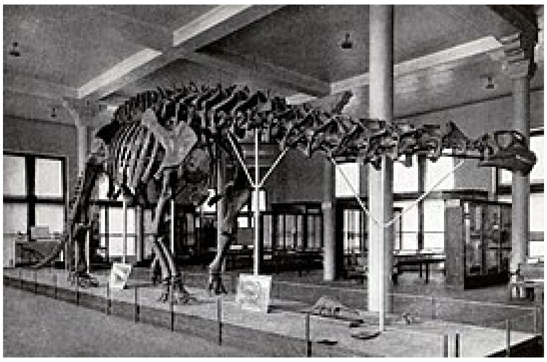


Een reconstructie door Marsh met de foute schedel, nu van *Brachiosaurus*, uit 1891

Marsh benoemde vermoedelijk drie geslachten en acht soorten voor het materiaal van *Apatosaurus*

In 1879 beschreef Marsh een derde soort van *Apatosaurus*: *A. laticollis*, "breedkraag", op grond van een staartwervel, YPM 1861. In hetzelfde jaar vonden medewerkers van Marsh, William Harlow Reed en Edward Ashley, in een andere vindplaats, Como Bluff in Wyoming, in *Quarry N° 10* een ander, completer skelet, YPM 1980. Dit benoemde Marsh als een nieuw geslacht en soort: *Brontosaurus excelsus*, de "overtreffende" genoemd vanwege het hoogste aantal van vijf vergroeide bekkenwervels dat toen van een dinosauriër bekend was. De geslachtsnaam was afgeleid van het Griekse βροντη (*brontè*), "donder", wegens het donderende geluid dat een lopend dier zou veroorzaken. In 1881 volgde een tweede soort: *B. amplus*, de "wijde", specimen YPM 1981. In 1883 publiceerde Marsh wat vaak de eerste skeletreconstructie van een sauropode genoemd wordt, i.c. van *Brontosaurus*. In feite had Cope in 1877 al een reconstructie van *Camarasaurus* gemaakt, zij het dat die niet de typische vorm van een sauropode weergaf. Marsh kende de schedel van het geslacht niet; daarom modelleerde hij die naar het voorbeeld van de schedel van YPM 1905, een specimen dat hij aan *Apatosaurus grandis* had toegewezen. In feite ging het hier echter om een exemplaar van *Camarasaurus*: de schedel werd zo kort en hoog. Ook was het aantal wervels in de nek en de staart veel te laag. Bij een tweede reconstructie uit 1891 gebruikte hij per abuis de schedel van *Brachiosaurus*. In 1898 meldde Reed een *Brontosaurus giganteus* maar dat zou een onbeschreven *nomen nudum* blijven, hoewel de publiciteit erover wel tot de ontdekking van *Diplodocus carnegii* zou leiden.

## Riggs stelt *Brontosaurus* aan *Apatosaurus* gelijk



AMNH 460, nog met foute schedel

Vanaf 1898 wisten ook andere onderzoekers skeletten van soortgelijke sauropoden op te graven. Walter Granger verzamelde toen bij Medicin Bow in Wyoming een exemplaar voor het *American Museum of Natural History*, AMNH 460, dat door William Diller Matthew toegewezen werd aan *Brontosaurus*. Het werd in New York als eerste skelet van een sauropode tentoongesteld, nog steeds met een foute schedel want het specimen zelf miste die. De illustrator Charles Knight maakte er in 1915 op aansporing van Henry Fairfield Osborn een afbeelding van die zeer invloedrijk zou blijken. Rond 1899 vond Jacob Wortmann een gedeeltelijk skelet bij Como Bluff, AMNH 222. In 1900 vond Charles Whitney

Gilmore bij Sheep Creek in Albany County vier skeletten, waarvan het eerste, UWGM 15556 (eerder CMNH 563), door John Bell Hatcher aan *Brontosaurus excelsus* werd toegewezen en het tweede, CMNH 566, van een juveniel dier, door Gilmore tot een nieuw geslacht en soort werd gemaakt: *Elosaurus parvus*. De twee andere skeletten, CMNH 21785 en CMNH 33994, waren fragmentarischer. De studie door Hatcher stelde voor het eerst vast dat geavanceerde sauropoden op hun gereduceerde vingertoppen liepen; Marsh had nog gedacht dat de vingers plat gehouden werden.

AMNH 460 met nieuwe kop

In 1901 vond Elmer Samuel Riggs van het *Field Columbian Museum* een skelet in de Grand River Valley nabij Fruita in Mesa County, Colorado. Bij de beschrijving van dit specimen, FMNH P25112, in 1903, stelde Riggs dat *Brontosaurus excelsus* aan *Apatosaurus* moest worden toegewezen en dat het in 1877 beschreven skelet voornamelijk verschilde doordat het een jong dier was. Riggs meende ook dat *A. grandis* aan *Camarasaurus* toegewezen moest worden en dat *B. amplus* en *A. laticollis* *nomina dubia* waren, dus namen voor resten die te slecht waren om vast te stellen of ze wel een apart taxon vormden. Als men, zoals Riggs, *Brontosaurus excelsus* en *Apatosaurus ajax* in een enkel geslacht wil samenvoegen dan moet dat de eerst gepubliceerde naam *Apatosaurus* krijgen, die voorrang heeft op de latere namen, en wordt *Brontosaurus* daarvan een jonger synoniem en *B. excelsus* een *Apatosaurus excelsus*. Lang niet iedere paleontoloog wilde dat echter en de naam *Brontosaurus*, gebaseerd op een veel beter typespecimen, bleef gebruikt worden, vooral ook omdat dit de naam was die Matthew vermeldde in zijn populair-wetenschappelijke boek *The Dinosaurs* uit 1915, vrijwel het enige werk over dit onderwerp dat voor het grote publiek beschikbaar was.

## Holland ontdekt de ware schedel van *Apatosaurus*

*A. louisae*, met de nieuwe kop

In 1915 werd door William Jacob Holland weer een nieuwe soort beschreven: *Apatosaurus louisae*, op basis van materiaal in augustus 1909 door Earl Douglas bij Jensen in Uinta County, Utah gevonden in de *Carnegie Quarry*, CMNH 3018. De soortaanduiding eert de vrouw van de staalmagnaat Andrew Carnegie, Louise Carnegie. De opgraving van het skelet was de aanleiding voor president Woodrow Wilson om op 4 oktober 1915 deze locatie, die zich kenmerkte door een enorme concentratie aan fossielen, het *Dinosaur National Monument* te maken. In dezelfde vindplaats werden ook twee andere specimina aangetroffen, LACM 52844 (eerder CMNH 3018) en CMNH 3378. Bij de beschrijving merkte Holland op dat er ook een schedel was ontdekt in de groeve, CMNH 11162. Deze had een heel andere vorm dan die van *Camarasaurus*: hij was langgerekt als bij *Diplodocus*. Holland suggereerde dat dit weleens de echte schedel van *Apatosaurus* zou kunnen zijn, een stelling die hij zou herhalen in 1924. Dit idee werd echter niet algemeen aanvaard; Marsh had zoveel stukken van *Camarasaurus* per abuis aan *Apatosaurus* toegewezen dat het onjuiste idee had postgevat dat beide vormen zeer nauw verwant waren. Holland viel ook de nauwe gelijkenis tussen *Apatosaurus* en *Brontosaurus excelsus* op, maar ook hij stelde beide geslachten niet gelijk.

In 1917 benoemde Charles Craig Mook een zevende soort: *Apatosaurus minimus*, op basis van het kleine specimen AMNH 675. Vermoedelijk gaat het om een niet te identificeren lid van de Macronaria. Het sacrum bestaat uit zes vergroeide wervels.

In 1936 bevestigde Gilmore bij een grondige revisie van het materiaal de identiteit van *Apatosaurus* en *Brontosaurus*. Tussen 1935 en 1938 echter groef John Willis Stovall bij Kenton in Oklahoma zo'n 3.500 beenderen op, waarvan hij de meeste aan *Brontosaurus* toeschreef. Hij aanvaardde dus niet dat ze synoniemen waren. Dat de schedel niet eenduidig was geïdentificeerd, leidde ertoe dat ook hij camarasaurusschedels aan *Brontosaurus* toeschreef. Bij Stovalls vondsten zat ook een juveniel skelet. In de jaren daarna werd er weinig onderzoek verricht naar dinosauriërs in het algemeen en *Apatosaurus* in het bijzonder. Het standaardwerk *Vertebrate Paleontology* van Alfred Romer zag in 1966 *Apatosaurus* en *Brontosaurus* als twee verschillende taxa. Rodney Steels Deel 14 van het *Handbuch der Paläoherpetologie* uit 1970 zag dat weer anders maar meende ook dat *Atlantosaurus montanus* identiek was. Als eerder benoemd geslacht zou deze naam dan prioriteit hebben en Steel hernoemde dan ook zes soorten naar dat geslacht. Hierbij maakte hij vermoedelijk de fout om het diagnostische materiaal van *Atlantosaurus immanis* dat vermoedelijk aan *Apatosaurus* toebehoort, met het holotype van *Atlantosaurus montanus* te verwarren. Dat laatste wordt tegenwoordig als een niet voldoende determineerbaar *nomen dubium* beschouwd.

Ondertussen was er door Albert-Félix de Lapparent in 1957 uit Portugal een achtste soort beschreven: *Apatosaurus alenquerensis*, op basis van een gedeeltelijk skelet gevonden bij Alenquer. Tegenwoordig wordt dit echter aan *Lourinhasaurus* toegewezen.

## Moderne erkenning van kop en prioriteit van *Apatosaurus*

In 1975 en 1978 stelden John McIntosh en David Berman dat Holland gelijk had gehad om CMNH 11162 als de echte schedel van *Apatosaurus* te beschouwen. Dit werd hierna unaniem aanvaard, hoewel er nog steeds geen skelet gevonden was waarmee een schedel in verband lag. Op 20 oktober 1979 werd in een plechtige ceremonie het skelet van *A. louisae* in het Carnegie Museum van een verkleind afgietsel van CMNH 11162 voorzien. McIntosh stelde ook dat *Apatosaurus* en *Brontosaurus* identiek waren en dat er maar drie valide soorten bekend waren: *A. ajax*, *A. excelsus* en *A. louisae*. Hiervan was de aanvaarding wat minder algemeen: Robert Thomas Bakker bleef bijvoorbeeld van een *Brontosaurus excelsus* spreken en achtte zich soms ook niet gebonden door de prioriteitsregel zodat hij de naam *Brontosaurus ajax* gebruikte. In 1990 meende McIntosh dat *A. excelsus* een jonger synoniem was van *A. ajax*, zodat er nog maar twee soorten zouden overblijven en het geslacht *Brontosaurus* alleen nog maar een jonger synoniem kon zijn van *Apatosaurus*. Het verhaal over de nieuwe kop van *Apatosaurus* raakte in de jaren tachtig ook bekend bij het grote publiek en de populair-wetenschappelijke boeken begonnen vanaf dat moment ook van de naam *Brontosaurus* aan te geven dat die "officieel" vervangen was door *Apatosaurus*.

Boven de nieuwe kop van *Apatosaurus*, beneden die van *Camarasaurus*

Een negende soort, *Apatosaurus yahnahpin*, werd in 1994 beschreven door James Filla en Patrick D. Redman, op basis van één gedeeltelijk skelet, TATE-001, gevonden in Wyoming. Het is door Bakker in 1998 in een nieuw geslacht geplaatst, *Eobrontosaurus*; in 2004 achtte Paul Upchurch het identiek aan *Camarasaurus*. Upchurch erkende weer drie soorten en dacht dus niet dat *A. ajax* en *A. excelsus* identiek waren. In een volgende publicatie dat jaar, waarin een belangrijk nieuw skelet beschreven werd, NSMT-PV 20375, concludeerde hij dat *Elosaurus* een jonger synoniem van *Apatosaurus* was en een vierde soort vormde, *Apatosaurus parvus*, waartoe ook UWGM 15556 zou behoren. De soortaanduiding betekent "de kleine".

Behalve de vele duizenden fragmentarische vondsten is nu een dertigtal grotere specimina van *Apatosaurus* bekend, waaronder dertien min of meer volledige skeletten die echter alle de schedel missen. Sinds het werk van Stovall zijn er weinig wetenschappelijke opgravingen geweest van apatosaurusmateriaal, een gevolg van geldgebrek, niet een tekort aan potentiële vindplaatsen: commerciële fossielenjagers, die in de Verenigde Staten het recht hebben vondsten van particuliere grondeigenaren te kopen, is het gelukt skeletten te bergen die echter meestal niet wetenschappelijk beschreven zijn. In 1995 werd een tweede schedel opgegraven in Oklahoma: WDIS099. In 1996 werd een skelet gemeld, NSMT-PV 20375, dat eerst aan *A. excelsus* werd toegewezen maar in 2004 door Upchurch aan *A. ajax* werd toegekend. In 2013 werd een snuit gemeld uit de oorspronkelijke *Quarry 5* van Lakes.

## *Brontosaurus* herleeft

In 2015 kwamen Emanuel Tschopp, Octávio Mateus en Roger Benson tot de conclusie dat *Brontosaurus* toch als een apart geslacht moest worden beschouwd. Ze namen daarbij als criterium dat er minstens dertien afwijkende kenmerken tussen de typesoorten van de te scheiden geslachten aanwezig moesten zijn. In deze methode zat echter een cirkelredenering verscholen: het aantal van dertien was gekozen om *A. ajax* en *A. louisae* per se in hetzelfde geslacht te laten vallen. Ze benoemden ook een *Brontosaurus parvus* en een *Brontosaurus yahnahpin*.

De studie leidde tot nog andere verrassende resultaten. *Atlantosaurus immanis* zou niet alleen een *nomen dubium* zijn maar bezat ook geen bijzondere overeenkomsten met *Apatosaurus* of *Brontosaurus*. In de studie werd iedere soort een *nomen dubium* beschouwd die geen unieke afgeleide kenmerken of autapomorfieën toonde. Op grond hiervan was *Apatosaurus laticollis* zo een *nomen dubium*. Maar in de analyse bleek *A. laticollis* steeds uit te vallen bij *A. louisae* en daarvan onvoldoende te verschillen om tot een soortonderscheid te besluiten, waarvoor men minstens zes afwijkende kenmerken nodig achtte. Volgens de criteria die veel andere paleontologen aanleggen, maakt dit *A. louisae* tot een jonger synoniem van *A. laticollis*. Het beroemde specimen AMNH 460 bleek bij *Apatosaurus* noch *Brontosaurus* in te delen maar volgens het bovengenoemde criterium niet voldoende af te wijken om er een apart geslacht voor te benoemen.

## Soortenlijst

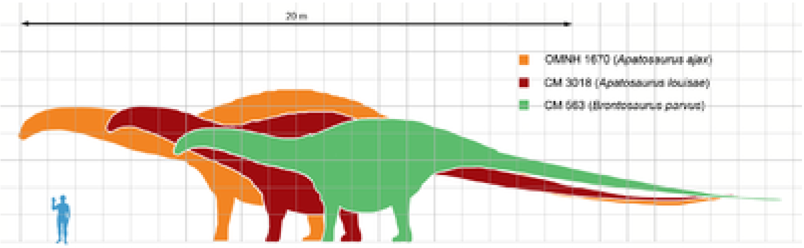
De ingewikkelde naamgevingsgeschiedenis kan worden samengevat in de volgende soortenlijst:

- *Titanosaurus montanus* Marsh 1877: bezette geslachtsnaam, = *Atlantosaurus montanus*
- *Atlantosaurus montanus* (Marsh 1877) Marsh 1877: *nomen dubium*, = *Titanosaurus montanus* Marsh 1877, = *Apatosaurus montanus* (Marsh 1877) von Huene 1906, = *Brontosaurus montanus* (Marsh 1877) Kuhn 1965
- *Apatosaurus ajax* Marsh 1877: valide typesoort van het geslacht *Apatosaurus*, = *Atlantosaurus ajax* (Marsh 1877) Steel 1970, = *Brontosaurus ajax* (Marsh 1877) Bakker 1986
- *Apatosaurus grandis* Marsh 1877: = *Camarasaurus grandis*
- *Atlantosaurus immanis* Marsh 1878: wellicht jonger synoniem van *Apatosaurus*, wellicht *nomen dubium*
- *Apatosaurus laticollis* Marsh 1879: *nomen dubium*, = *Atlantosaurus laticollis* (Marsh 1879) Steel 1970
- *Brontosaurus excelsus* Marsh 1879: vermoedelijk valide soort van *Apatosaurus*, = *Apatosaurus excelsus* (Marsh 1879) Riggs 1903, = *Camarasaurus excelsus* (Marsh 1879) Osborn vide von Huene 1929, = *Atlantosaurus excelsus* (Marsh 1879) Steel 1970
- *Brontosaurus amplus* Marsh 1881: *nomen dubium*, = *Apatosaurus amplus* (Marsh 1881) Riggs 1903, = *Atlantosaurus amplus* (Marsh 1881) Steel 1970
- *Brontosaurus giganteus* Reed 1898: *nomen nudum*

- *Elosaurus parvus* Peterson & Gilmore 1902: wellicht valide soort van *Apatosaurus*, = *Apatosaurus parvus* (Peterson & Gilmore 1902) Upchurch 2004, = *Brontosaurus parvus* Tschopp, Mateus & Benson 2015
- *Apatosaurus louisae* Holland 1915: valide soort van *Apatosaurus*, = *Atlantosaurus louisae* (Holland 1915) Steel 1970, = *Brontosaurus louisae* (Holland 1915) Bakker 1986
- *Apatosaurus minimus* Mook 1917: wellicht valide soort maar non *Apatosaurus*, = *Atlantosaurus minimus* (Mook 1917) Steel 1970
- *Apatosaurus alenquerensis* Lapparent & Zbyszewski 1957: = *Camarasaurus alenquerensis* (Lapparent & Zbyszewski 1957) McIntosh 1990, = *Lourinhasaurus alenquerensis* (Lapparent & Zbyszewski 1957) Dantas, Sanz, Da Silva, Ortega, Dos Santos & Cachao 1998
- *Apatosaurus yahnahpin* Filla & Redman 1994: = *Eobrontosaurus yahnahpin* (Filla & Redman 1994) Bakker 1998, = *Brontosaurus yahnahpin* Tschopp, Mateus & Benson 2015

# Beschrijving

## Algemene bouw en grootte



Vergelijking in grootte tussen de verschillende soorten

Door de vele vondsten is het skelet van *Apatosaurus* grotendeels bekend. *Apatosaurus* heeft net als zijn verwanten in de Diplodocidae een tamelijk horizontale bouw met een lange rechte nek, een korte zware romp en een naar achteren uitstekende lange staart die van de grond gehouden werd. Deze kenmerken zijn echter niet extreem ontwikkeld; voor een diplodocide is de nek veeleer wat kort en de staart niet bijzonder verlengd. Ook ontbreekt de typische lichte constructie van het skelet. *Apatosaurus* is juist uitgesproken robuust gebouwd, vooral in de nek en voorpoten; *Brontosaurus* speelde in de populair-wetenschappelijke boeken de rol van de grote dikzak van het Mesozoïcum: het zwaarste landdier op *Brachiosaurus* na maar wel met een veel gedrongener bouw. Desalniettemin heeft *Apatosaurus* toch de langgerekte vormgeving van alle dinosauriërs en zijn de meeste wervels hol. Bij een lengte van ongeveer 26 meter was het gewicht daarom naar moderne berekeningen voor de grootste bekende specimina niet hoger dan een 25 à 30 ton, een stuk minder dan de vijftig ton — of door Osborn zelfs negentig ton — die vroeger wel aan het dier werd toegeschreven. De eerste exacte schatting was door William King Gregory uit 1905: 38 ton. Gregory mat een volume van 31,13 m$^3$; omdat hij aannam dat het dier een hoger soortelijk gewicht had dan water, geen rekening houdend met holle botten en luchtzakken, kwam hij op een te hoge massa uit. In 1961 gaf Edwin Colbert twee schattingen gebaseerd op twee modellen: 27,87 en 32,42 ton, waarvan hij het hoogste het waarschijnlijkst vond. Dale Russell concludeerde in 1985 tot 26 ton. In 1988 berekende Gregory S. Paul het gewicht op 23 ton. Paul schatte in 2010 de afmetingen nog wat lager in: de lengte van het holotype van *A. ajax* YPM 1860 op twintig meter, het gewicht op twintig ton; het holotype van *Brontosaurus excelsus*, YPM 1980, zou 14,9 ton hebben gewogen bij een lengte van 17,25 meter; het wat bredere holotype van *A. louisae*, CMNH 3018, 17,5 ton bij een lengte van 17,85 meter. FMNH P25112 zou 18,3 meter lang geweest zijn en 15,9 ton zwaar. Overigens betreffen deze schattingen vrij volledige exemplaren. Sommige losse botten suggereren een hoger gewicht. In Oklahoma is een voorste ruggenwervel van *Apatosaurus* gevonden, specimen OMNH 1670, met een hoogte van 135 centimeter, ongeveer 27% langer dan het overeenkomende element bij CMNH 3018. De wervel lijkt dus afkomstig te zijn van een individu dat, uitgaande van de waarden die Paul geeft, ongeveer vijfendertig ton woog en drieëntwintig meter lang was.

## Schedel en onderkaken

Een wat platgedrukte schedel van *Apatosaurus ajax*

Een beschrijving van de schedel van *Apatosaurus* kan alleen onder voorbehoud gegeven worden, omdat er nooit een skelet met een schedel eraan verbonden is aangetroffen. Bij *A. louisae* lijkt een verband echter waarschijnlijk, zij het dat ook daar skelet en schedel niet aan eenzelfde individu toebehoorden. De algemene vorm is die van de Diplodocidae: langgerekt met stiftvormige tanden die zich alleen in de ronde voorkant van de kaken bevinden en ver naar achteren uitgegroeide neusbeenderen die de neusgaten tot bijna boven de oogkassen brengen, terwijl de overige bovenste schedelbeenderen opgeschoven zijn. Met de oogkas als middelpunt zijn die een kwartslag rond de omtrek van het achterhoofd gedraaid, wat het onderste slaapvenster tot onder de ogen brengt.

De schedel heeft echter ook unieke eigenschappen: hij is, met ruim een halve meter, relatief langer dan die van de verwanten en niet wigvormig maar veeleer afgeplat met een hogere snuit en plat ovale in plaats van ronde oogkassen. De voorkant van de kop is van boven bezien ook rechthoekiger. Het kan echter zijn dat deze kenmerken wat overdreven zijn door een latere compressie van het fossiel; sommige onderzoekers denken dat de originele kop voor hij door de aardlagen werd samengedrukt een meer driehoekig zijprofiel bezat. Het quadratum en de uitsteeksels aan het basipterygoide aan de onderkant van de hersenpan zijn korter dan bij *Diplodocus*. Die uitsteeksels verbreden zich aan hun uiteinde en staan wijd uiteen, wat een mogelijke nieuwe eigenschap, autapomorfie, van *Apatosaurus* is. Het aantal tanden in de praemaxilla van de bovenkaak is vier, in de daarachter gelegen maxilla acht. De onderkaken zijn nog niet teruggevonden. Waren ze gevormd als bij *Diplodocus* dan waren ze vrij recht en droegen ieder tien tanden voor een totaal van 42. Opgestelde skeletten en modellen zijn meestal op deze wijze aangevuld.

# Postcrania

## Wervelkolom

De halswervels zijn kort en breed

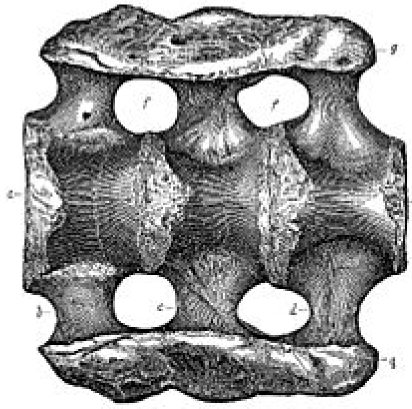
Van de delen achter de schedel, de postcrania, weten we in ieder geval zeker dat ze bij *Apatosaurus* horen. De wervelkolom telt vijftien halswervels, tien ruggenwervels, vijf sacrale wervels en minstens 82 staartwervels. Alle wervels tot en met de vijfde staartwervel zijn gepneumatiseerd: doortrokken van luchtholten die via openingen in de wervelwand verbonden waren met luchtzakken. De wervelcentra hebben twee langwerpige interne kamers, gescheiden door een tussenschot. Tussen die ruimten en de wand bevinden zich vrij grote zijkamers; de overblijvende beenwand is niet meer dan een centimeter dik. De halswervels zijn relatief kort met uitzonderlijk korte en robuuste nekribben, dat laatste vooral bij *A. excelsus*. Ze zijn daarentegen zeer breed: anderhalf keer breder dan hoog. Vanwege de lage nekribben zijn ze ook weer hoger dan lang. Door de kortere halswervels aan de basis moet de nek tamelijk beweeglijk zijn geweest. Het *Digimorph*-project dat in de jaren negentig door middel van computersimulaties de lichaamshouding van dinosauriërs probeerde vast te stellen, had dan ook als uitkomst dat *Apatosaurus* de kop duidelijk hoger kon heffen dan *Diplodocus*. Toch zou in de zogenaamde "neutrale positie" van de nek, met de wervelcentra in elkaars verlengde, deze erg laag gehouden zijn en dit zou dan de normale stand vertegenwoordigen. Hierop is sterke kritiek gekomen. Zo

toonde G. S. Paul aan dat er meerdere "neutrale posities" mogelijk waren al naargelang men verschillende werveluitsteeksels elkaar liet raken en dat sommige daarvan nooit de normale stand zouden hebben kunnen zijn omdat daarbij de kop onder grondniveau gehouden had moeten worden.

De wervelcentra van de halswervels zijn sterk opisthocoel: hol van achteren en bol van voren. De onderkant is licht uitgehold. De tiende, elfde of twaalfde halswervel is het langst. Vanaf de derde halswervel hebben de centra steeds diepere uithollingen aan hun zijkanten, pleurocoelen. Vanaf de zesde halswervel splitsen de lage driehoekige doornuitsteeksels zich zodat een V-vormige dubbele rij uitsteeksels ontstaat op de nek. De doornuitsteeksels zijn hier bij *A. ajax* wat lager dan bij *A. excelsus* en *A. louisae*. De enorme boogvormige structuren aan de zijkanten van de halswervels zijn vergroeiingen van de nekribben, de parapofysen[1] en de diapofysen (de zijuitsteeksels van de halswervels). Bij *Apatosaurus* is wel verondersteld dat de parapofysen van de halswervels hoornpunten droegen zodat de hele nek als een vervaarlijk slagwapen gebruikt kon worden.

De ruggenwervels nemen naar achteren toe in lengte af maar in hoogte toe door steeds langere doornuitsteeksels, die eerst wat naar achteren hellen en uiteindelijk wat naar voren. Ook de ruggenwervels zijn eerst opisthocoel maar vanaf de derde tot vijfde (*A. excelsus*) wervel verdwijnt de bolling aan de voorkant, zodat de romp vanaf dat punt veel stijver wordt. Bij de vijfde wervel vermindert ook de splijting van de doornuitsteeksels die daarbij ook in dikte toenemen. De zesde wervel heeft nog groeve boven op het uitsteeksel en vanaf de zevende is het enkelvoudig. De uitsteeksels zijn ruw en gegroefd voor een betere aanhechting van de pezen. Alle ruggenwervels dragen ribben; deze zijn massief en niet hol zoals bij de Macronaria met uitzondering van de tweede rib bij *A. louisae*. De ribben vormen een hoge borstkas.

De vijf sacrale wervels zijn vergroeid in een sacrum of heiligbeen en via sacrale ribben met het darmbeen. Zo wordt een stevige constructie gevormd om het gewicht van het dier te dragen, dat voornamelijk op de achterpoten rustte. Ze hebben zeer hoge doornuitsteeksels; bij de tweede tot en met de vierde sacrale wervel zijn ook die vergroeid tot een enkele plaat. Het doornuitsteeksel van de vijfde wervel is iets naar achteren gericht. De sacrale wervels hebben heel diepe pleurocoelen.



Het heiligbeen van ""a ajax *zoals geïllustreerd in 1879*

De staartwervels zijn bij *A. ajax* voor het grootste deel van de lengte van de staart amficoel: hun wervelcentra zijn hol van voren en achteren; bij de andere soorten hebben de eerste zes wervels een bolle achterkant. De staartwervels nemen naar achteren in lengte toe, maar niet zo extreem als bij de meeste andere diplodociden; ook over het algemeen is hun differentiatie in morfologie veel minder. Ondanks het grote aantal wervels is de staart niet zeer lang, wat overeenkomt met de algemene meer gedrongen bouw. De staartwervels hebben geen pleurocoelen. De voorste wervels hebben centra waarvan de doorsnede een omgekeerde druppelvorm heeft; de overige zijn rond in doorsnede. Hun onderkant is meestal glad maar naar achteren toe trogvormig uitgehold. Al vrij vooraan, misschien al van af de eerste wervel, beginnen zich *chevrons* te vormen, V-vormige vergroeiingen van de onderste werveluitsteeksels, de hypapofysen. De *chevrons* zijn minder sterk ontwikkeld dan bij *Diplodocus*, vooral achteraan waar de punten elkaar niet meer raken en een gevorkte structuur ontstaat. De zijuitsteeksels zijn met de staartribben vergroeid om aanhechtingvlakken te vormen voor de caudofemorales, de retractorspieren die de dijbenen naar achteren trekken. Bij de eerste vier wervels zijn deze vergroeiingen waaiervormig; meer naar achteren versmallen ze weer tot normale staartribben, afhankelijk van de soort vanaf de vijfde tot zevende wervel. Ook variabel is het nummer van de laatste wervel met een staartrib: de elfde tot de veertiende. Naar achteren toe nemen de doornuitsteeksels in lengte af en gaan meer naar achteren hellen. De groeven aan hun zijkanten verdwijnen. De staart als geheel werd horizontaal gehouden door pezen maar de achterste staartwervels zijn helemaal glad zonder wervelbogen, missen dus de noodzakelijke aanhechtingsvlakken voor zulke ligamenten en hingen

De staartwervels hebben vooraan zijwaarts uitstekende ribben en onderaan korte *chevrons*

daardoor vermoedelijk in een geleidelijke boog af naar de grond. Dit stuk, na de vijfendertigste tot veertigste wervel, wordt meestal gezien als het zweepgedeelte van een zweepstaart. Deze korte roedevormige werveltjes zijn aan beide zijden bol.

## Ledematen

Het schouderblad is, hoewel robuust gebouwd, vrij lang en reikt tot aan de zevende ruggenwervel. Bij *A. louisae* is het daar recht, bij *A. ajax* iets naar beneden gekromd. Het is vlak aan de binnenkant en bol aan de buitenkant. Bovenaan iets verbreed, versmalt het in het midden om onderaan weer te verbreden. De komvormige holte die zo gevormd wordt is veel minder groot dan bij *Diplodocus* maar net als bij deze vorm bovenaan begrensd door een opvallende beenrichel, die een hoek van 70 tot 90° maakt met de schacht, kennelijk afhankelijk van individuele variatie. Het schouderblad is vergroeid met het rechthoekige ravenbeksbeen om een schoudergewricht te vormen. Het borstbeen is ovaal of niervormig en mist gewrichtsvlakken voor sternale ribben.

De voorpoten missen de elegante bouw van de overige diplodociden en maken een massieve indruk. Het opperarmbeen is vrij kort en robuust gebouwd. De bovenkant is ruw, bol en verbreed; de voorkant loopt over in een deltopectorale kam, het aanhechtingsvlak voor de spieren die de arm heffen, die 40 tot 50% van de schachtlengte beslaat, terwijl dat bij de meeste sauropoden maar een derde is. De schacht versmalt scherp in het midden en verbreedt dan weer geleidelijk naar de onderkant, waar zich de ruwe gewrichtsvlakken met de onderarmbeenderen bevinden. Deze verbreding is iets kleiner dan die bovenaan. De onderarm heeft ongeveer 70% van de lengte van de bovenarm. Ook de ellepijp is kort en stevig met een breed ruw bovenste gewrichtsvlak dat duidt op en krachtige musculatuur. De knobbels daarvan zijn ongeveer gelijk in lengte, een mogelijke autapomorfie. Het spaakbeen is fors met een breedte die een derde bedraagt van de lengte. De polsbeenderen zijn gereduceerd tot een enkel element dat boven het tweede tot en met derde middenhandsbeen ligt. De middenhandsbeenderen zelf zijn kort, met ongeveer een kwart van de lengte van het opperarmbeen, en zwaar. De hand rust op de toppen van de dragende vingers waarvan de kootjes in aantal gereduceerd zijn en die samen verbonden waren in een vlezig omhulsel met onderaan een hoefvormig loopvlak. De klauwen van deze vingers zijn verloren gegaan, net als bij alle Eusauropoda. De eerste vinger steekt zijwaarts uit en draagt een krachtige "duimklauw", die vrij sterk gekromd is met een brede basis en een ovale doorsnede. De formule van de vingerkootjes is 2-2-1-1-1, bij sommige exemplaren 3-2-1-1-1.

Het bekken is wat robuuster dan bij *Diplodocus*. De richel aan de voorkant van het schaambeen, het aanhechtingsvlak van de *musculus ambiens*, is echter minder sterk ontwikkeld. Het darmbeen, aan de sacrale wervels verbonden door de sacrale ribben, is halfcirkelvormig en, hoewel enigszins afgeplat, niet zeer lang. Het uitgeholde blad vormde de aanhechting voor de spieren, die relatief sterk waren voor een sauropode. Het schaambeen steekt bijna recht naar onder. Het zitbeen heeft een lange schacht. De uiteinden van de zitbeenderen raken elkaar en verdikken daar in doorsnede sterker dan bij enige ander bekende sauropode. Darmbeen, schaambeen en zitbeen samen omvatten het open heupgewricht.

De achterpoot is stevig gebouwd. Gecombineerd met de lange doornuitsteeksels boven het bekken brengt het de heuphoogte op ongeveer 4,5 meter. Daarvan maakt het dijbeen een twee meter uit. Deze femur heeft een rechte schacht met een ellipsvormige doorsnede; het bovenste derde deel is aan de buitenste zijkant opvallend verbreed en verruwd, wat de schijn geeft dat de naar binnen draaiende dijbeenkop een extreme hoek maakt

met de schacht. Waar deze typische "zijbult" ophoudt, begint aan de achterkant van de schacht de aanzet van de vierde trochanter, het aanhechtingspunt voor de staartspieren. Onderaan verbreedt het dijbeen waar de gewrichtsvlakken met het onderbeen gevormd worden. De groeven daartussen stonden niet toe de knie in gebogen toestand zwaar te belasten zonder hem te ontwrichten. *Apatosaurus* liep daardoor met rechte achterpoten en kon dus niet rennen wat de maximumsnelheid tot een stappende gang van 25 km/u beperkt zal hebben. Het onderbeen heeft 60 - 64% van de lengte van het bovenbeen. Het scheenbeen is bovenaan sterk verbreed. De schacht ervan is licht, 10°, gedraaid. Onderaan is het overgroeid door het sprongbeen. Het calcaneum ontbreekt. De middenvoetsbeenderen zijn kort en robuust en hebben 21% van de lengte van het onderbeen. De formule van de teenkootjes is 2-3-3-2-1. De binnenste drie tenen dragen teenklauwen, waarvan vooral die van de eerste teen forsgebouwd is; de andere twee zijn wat korter en krommer. *Apatosaurus* liep op zijn tenen maar de voet werd ondersteund door een plat voetkussen waardoor de voetzool ovaal was en rennen ook hierdoor werd verhinderd.

Het dijbeen met bovenaan links de "zijbult"

## Weke delen

Van de weke delen is weinig bekend. De aanwezigheid van luchtzakken duidt op een ademhalingssysteem waarbij de longen niet als balgen werken waar de lucht in en uitgepompt wordt, maar constant in volume blijven terwijl de zakken via twee openingen steeds in één richting verse lucht in en de verbruikte lucht uit de longen persten. De luchtzakken moeten tot achter aan de romp aanwezig geweest zijn, gezien de pneumatisering van de staartwervels, en waren met deze en met de halswervels via lange luchtkanalen verbonden. De ingewikkelde structuur van de wervels had mede ten doel om daarvoor een ondersteunde doorgang te scheppen en hiervoor dienden wellicht ook de gevorkte doornuitsteeksels van de nekbasis. Door al deze luchtholten werd ongeveer 15 - 20% aan gewicht bespaard. Deze ademhalingsmethode verbetert de gaswisseling en maakt een hoge stofwisseling mogelijk. Het wordt vaak gezien als een sterke aanwijzing voor warmbloedigheid. Een goed metabolisme en een sterk hart zouden in ieder geval nodig geweest zijn om de enorme musculatuur van *Apatosaurus* aan te drijven. De huid was vermoedelijk geschubd, hoewel het niet uitgesloten is dat de jongste dieren een soort lichaamsbedekking in de vorm van dons of haren hadden om warm te blijven. Misschien droeg *Apatosaurus* net als *Diplodocus* een rij hoornstekels op zijn rug. De kleur van het dier is onbekend maar wordt vaak als grijzig verondersteld, net als bij de huidige grote zoogdieren of oorlogsbodems; grote objecten vallen in de verte door een grauwe tint het minst op.

## Verschillen tussen de soorten

De verschillen tussen de nu nog erkende soorten van *Apatosaurus* zijn gering. Het benoemen van soorten in een geslacht kan in de paleontologie namelijk niet de pretentie hebben dat men gescheiden populaties heeft weten te identificeren. Anders dan bij nog levende dieren is de genetische isolatie immers niet direct waarneembaar. Het verschil tussen een soort en een ondersoort is dus niet vast te stellen. Daarbij leven huidige soorten per definitie allemaal gelijktijdig maar loopt de geologische leeftijd van de exemplaren van *Apatosaurus* enkele miljoenen jaren uiteen. Dat maakt het uiterst lastig te bepalen of een oudere vorm een eerdere evolutionaire fase binnen een enkele doorlopende populatie (een chronospecies) vertegenwoordigt of de vooroudersoort van twee latere echte soorten. Gezien deze onzekerheden past men het zogenaamde taxonomisch soortbegrip toe, waarbij men tracht zich niet door individuele, ontogenetische of seksuele variatie te laten verwarren maar verder aanvaardt dat evolutionaire fasen, geografisch bepaalde ondersoorten of samenhangende variabele kenmerken in een populatie, morfen, als aparte soort worden gerekend. Hierdoor is de afwijking in bouw tussen de benoemde soorten meestal beperkt; men maakt een taxonomisch soortonderscheid juist wanneer het niet zeker is dat zo'n onderscheid heeft bestaan volgens het biologisch

soortbegrip. Lijkt het daarentegen wel zeker dat een vorm in die laatste zin een aparte soort is, dan is de kans groot dat daarvoor ook een apart geslacht wordt benoemd. Zo is al verscheidene malen geopperd dat dit met *A. louisae* moet gebeuren, die reeds door Gilmore als duidelijk anders dan *A. ajax* en *A. excelsus* werd onderkend. De analyse van Upchurch uit 2004 bevestigde dit en wist ook een herziene reeks van verschillen op te stellen.

Kenmerken waarin *A. louisae* afwijkt van de andere soorten zijn: bij de achterste halswervels reiken de achterste werveluitsteeksels, de postzygoapofysen, tot voorbij de ronde voorkant van het wervelcentrum van de achterliggende wervel; van de voorkant van de nekrib steekt een afgerond driehoekig uitsteeksel naar beneden en buiten; de tweede ruggenwervel is de langste; de pleurocoelen van de eerste en tweede ruggenwervel bevinden zich voor aan de zijkant van het wervelcentrum; er zit een pneumatisch foramen in de tweede rib; de sacrale ribben zitten vast aan de voorkant van de sacrale wervels; de centra van de voorste staartwervels zijn versmald en hebben een lengtegroeve op het midden van de onderkant; het deel van het schoudergewricht dat door het schouderblad gevormd wordt, is zo afgeschuind dat het gewrichtsvlak hier naar voren, onderen en midden wijst.

Afwijkende kenmerken van *A. ajax* zijn: de achterste halswervels zijn zeer breed; de doornuitsteeksels van de halswervels zijn relatief laag; bij het eerste middenvoetsbeen draagt de buitenste knobbel van het gewricht met de teen achteraan een uitsteeksel dat het tweede middenvoetsbeen raakt; het eerste teenkootje van de tweede teen heeft bovenaan de achterrand een uitstekende richel die om de onderkant van de binnenste gewrichtsknobbel van het tweede middenvoetsbeen groeit.

*A. excelsus* wijkt in de volgende kenmerken af: de nekribben eindigen nog voor de achterkant van het wervelcentrum; het afgeronde uitsteeksel aan de voorkant van de nekrib steekt naar beneden en binnen; de toppen van de metapofysen van de voorste ruggenwervels zijn zijdelings verwijd en van voor naar achter afgeplat.

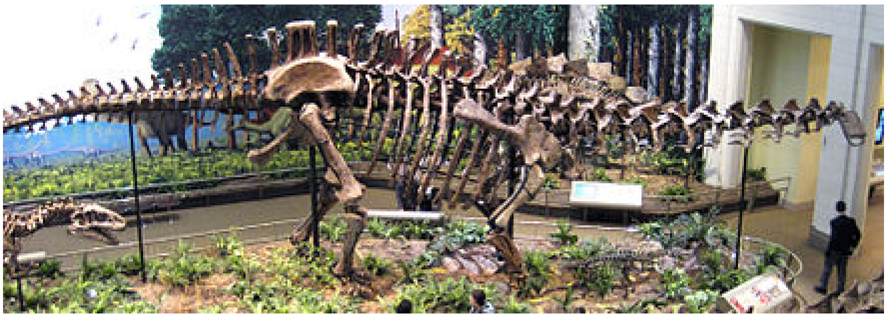
De unieke kenmerken van *A. parvus* zijn: de achterste ruggenwervels zijn hoger dan breed; de richel op het schouderblad maakt een hoek van 90° met de schacht; het achterste uitsteeksel van het bovenste gewrichtsvlak van de ellepijp is 20% hoger dan het voorste uitsteeksel; de onderste helft van het derde middenhandsbeen is vernauwd; het uiteinde van het vijfde middenhandsbeen heeft een ongeveer ronde doorsnede.

De studie uit 2015 was veel gedetailleerder dan eerdere onderzoeken en resulteerde dus in een groter aantal verschillen. Omdat er een exact criterium werd gesteld voor het onderscheid tussen geslachten, werd het ook zinvol de onderscheidende kenmerken van het geslacht als zodanig te bepalen. *Apatosaurus* toonde drie autapomorfieën. Bij de middelste en achterste halswervels is er in de uitholling tussen het doornuitsteeksel en de diapofyse, het zijuitsteeksel dat het facet van het bovenste ribgewricht draagt, een horizontale extra richel aanwezig die niet verbonden is aan enige andere richel. Bij de achterste halswervels en voorste ruggenwervels heeft de richel tussen het voorste gewrichtsuitsteeksel en de diapofyse geen ruw buitenste oppervlak. Het schouderblad is recht in zijaanzicht.

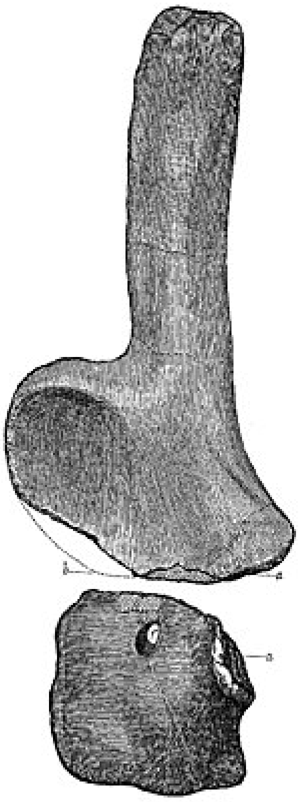
Volgens de studie zijn *A. ajax* en *A. louisae* de enige geldige soorten van *Apatosaurus*. Van *A. ajax* zou maar één specimen bekend zijn, het holotype YPM 1860. Dit heeft vier autapomorfieën. In de schedel heeft het quadratum een extra groeve aan de binnenkant van de vleugel voor het pterygoïde, dus nog in aanvulling op de *fossa quadrati*. In het achterhoofd bevindt zich een putje in het basioccipitale, tussen de achterhoofdsknobbel en de onderliggende *tubercula basilaria*. Van deze laatste afhangende uitsteeksels lopen de lange assen evenwijdig aan elkaar. Bij de staartwervels bevindt zich een ovale uitholling tussen de zijdelingse richel en de achterste richel van het doornuitsteeksel.

Van *A. louisae* achtte men meer specimina bekend, behalve het holotype ook CM3378, CM11162 en YPM 1861, welk laatste eerder als een exemplaar van *A. ajax* gezien werd. Deze toonden maar liefst achtentwintig autapomorfieën, mede door het feit dat de soort een van de weinige diplodocide taxa is met goed schedelmateriaal. Of al deze kenmerken dus werkelijk uniek zijn, is maar de vraag. De *fossa preantorbitalis*,

de



Het bijzonder complete holotype van *A. louisae* toont vele unieke kenmerken ofwel autapomorfieën

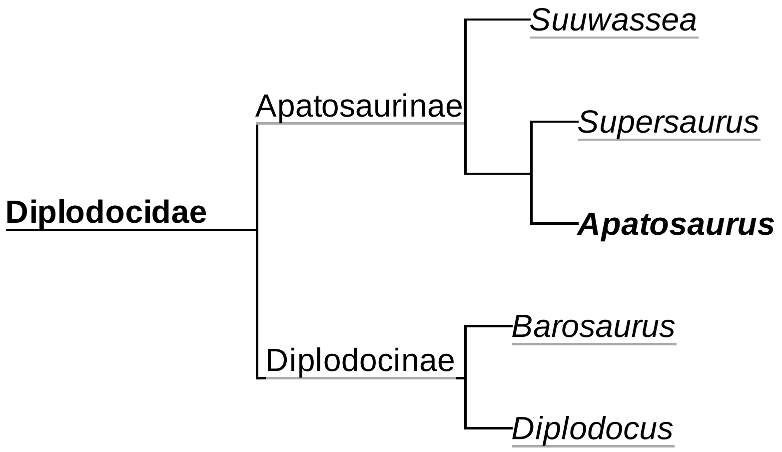


Het rechte schouderblad is een uniek kenmerk van *A. ajax*

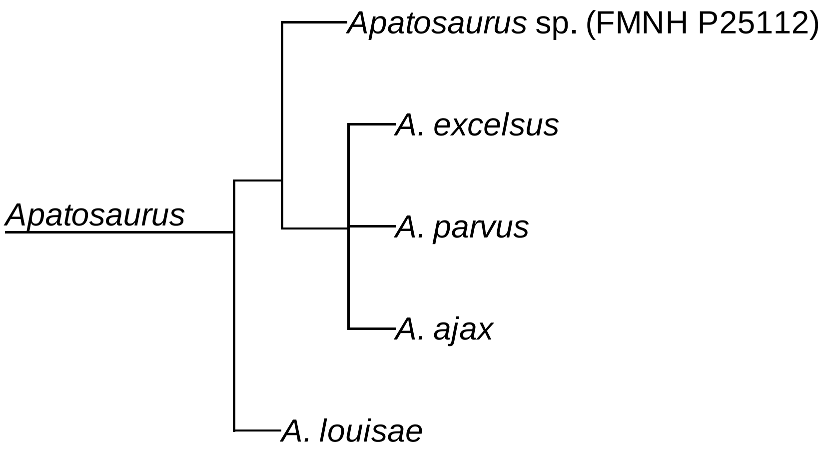
groeve die bij diplodociden het overblijfsel is van de *fenestra preantorbitalis*, heeft onduidelijk gevormde randen. De buitenzijde van de bovenkant van het traanbeen is plat. Het uiteinde van de zijwaartse tak van het wandbeen op de rand van het achterhoofd kromt zodanig dat er een holle, schuin naar boven gerichte, bovenrand ontstaat. Op het achterhoofd is de bovenste uitbreiding van het centrale supraoccipitale hoog en gewelfd zodat de zijkanten van de bovenranden sterk golven. Aan de onderkant van de hersenpan zijn de *processus basipterygoidei* kort, met een afhangende lengte die minder dan de kwart bedraagt van de basisbreedte overdwars. De achterste vleugel van het doornuitsteeksel van de atlas wordt doorboord door een foramen. De derde halswervel is abrupt langer dan de tweede met een toeneming in lengte die minstens 30% bedraagt. Bij de voorste en middelste halswervels worden de pleurocoelen, de pneumatische uithollingen van de zijkant, doorboord door een of twee ronde foramina op halverwege de lengte van het wervellichaam. Bij de voorste en middelste halswervels bevindt zich een langgerekte verticale pneumatische uitholling op het doornuitsteeksel. Bij de achterste halswervels eindigen de voorste gewrichtsuitsteeksel een stuk achter de voorrand van de "bol" van het voorste wervelfacet. Bij de achterste halswervels heeft de uitholling tussen de richel die tussen de diapofyse en het wervellichaam loopt en het achterste gewrichtsuitsteeksel, geen verticale richel met een naar achteren gerichte uitstekende rand. De achterste nekribben hebben een afgerond driehoekig uitsteeksel onder het *tuberculum*, de bovenste ribkop. Bij de ruggenwervels is er een abrupte overgang tussen gevorkte en enkelvoudige doornuitsteeksels. De tweede wervel in de rug is langer dan de eerste ruggenwervel, een kenmerk dat uniek is in de Diplodocoidea. De pleurocoel van de eerste ruggenwervel is achterwaarts geplaatst. Bij de derde wervel van de rug ligt de parapofyse, het onderste ribgewricht, halverwege het wervellichaam en het voorste gewrichtsuitsteeksel. De pleurocoelen van de voorste en middelste rug breiden zich naar boven uit tot in de wervelbogen. Bij sommige ribben heeft de onderste ribkop een schuine richel. Bij de staartwervels ligt de overgang tussen waaiervormige en normale, smallere, zijuitsteeksels tussen de zesde en zevende wervel. De doornuitsteeksels van de voorste staarwervels zijn enigszins overlangs gespleten. De laatste zijuitsteeksels bevinden zich op de veertiende staartwervel. De buitenste zijkant van de voorste chevrons is glad. Het eerste middenhandsbeen is minstens 1,8 maal zo lang als overdwars breed. Het bovenste gewrichtsvlak van het vijfde middenhandsbeen is aanzienlijk groter dan dat van het vierde of derde. Het tweede middenvoetsbeen heeft aan het onderste gewrichtsvlak een naar achteren en bezijden gericht uitsteeksel. Het bovenste gewrichtsvlak van het vierde middenvoetsbeen is L- of V-vormig. Bij het eerste kootje van de eerste teen maken het onderste gewrichtsvlak en de achterkant ("onderzijde") een haakse hoek met elkaar.

# Fylogenie

De fylogenie van *Apatosaurus* is lang warrig gebleven omdat ten onrechte een nauwe verwantschap met *Camarasaurus* verondersteld werd, het gevolg van de vermenging van allerlei skeletdelen. Marsh wees het geslacht in 1878 toe aan de Atlantosauridae en tot in het begin van de twintigste eeuw zou dat een gangbare classificatie blijven. Toen raakte die naam in ongenade omdat men begon te beseffen dat *Atlantosaurus* een onbruikbaar *nomen dubium* was. In 1927 schiep Friedrich von Huene daarom een eigen familie Apatosauridae. Dit werd niet algemeen aanvaard maar men had geen duidelijk inzicht in de echte positie in de stamboom. Romer plaatste in 1966 *Apatosaurus* en *Brontosaurus* in twee aparte families: de eerste in de Brachiosauridae, de tweede in de Titanosauridae! Pas in 1978 erkende McIntosh de relatie met *Diplodocus* door een plaatsing in de Diplodocidae. McIntosh zelf bepaalde dat nader tot de Diplodocinae maar Darren Naish en Michael Taylor concludeerden in 2005 dat *Apatosaurus* samen met zijn grotere verwant *Supersaurus* een aparte zijtak vormden waarvoor ze een oudere naam van Romer gebruikten: Apatosaurinae. Dit kladogram uit 2008 geeft een vereenvoudigd beeld van de positie van *Apatosaurus* in de stamboom:

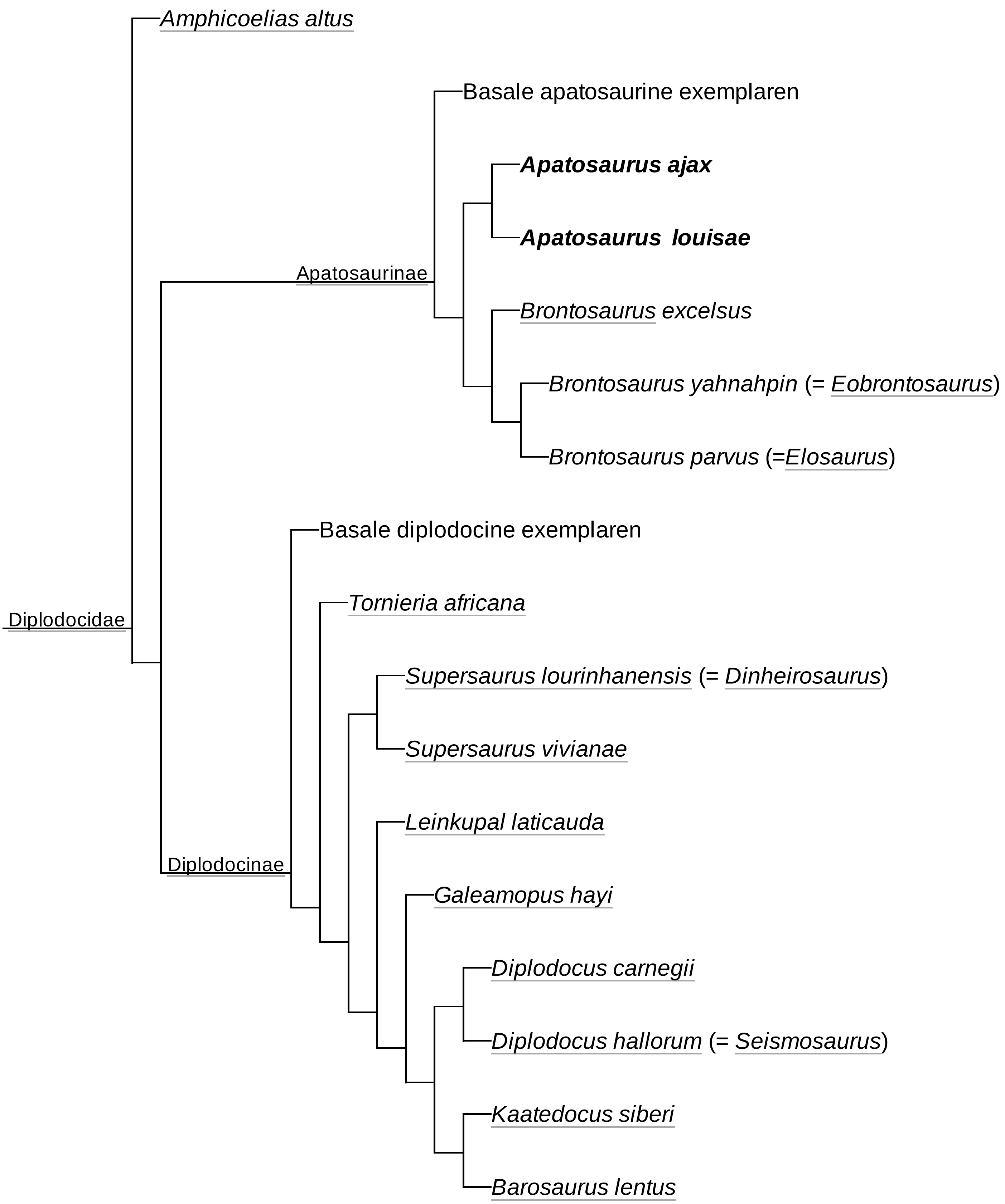



De onderlinge verwantschappen van de soorten binnen de *Apatosaurus*/*Brontosaurus*-groep zijn nog erg onduidelijk en omstreden. De analyse van Upchurch uit 2004 gaf de volgende stamboom, waarbij specimen FMNH P25112 een aparte zijtak bleek te vormen, een nog onbenoemde soort van *Apatosaurus* vertegenwoordigend, *Apatosaurus* sp.




Aangezien de robuuste *A. louisae* en de kleinere *A. excelsus* beide uit het late Kimmeridgien gevonden zijn, is wel verondersteld dat hun onderscheid slechts uit rijpingsverschillen gebaseerd was; dit resultaat lijkt er echter op te wijzen dat beiden gescheiden populaties vormden. Van de 30% zwaardere *A. ajax* uit het vroege Tithonien is wel gedacht dat het dezelfde populatie als *A. excelsus* vertegenwoordigt maar in een paar miljoen jaar latere evolutionaire fase. Dat wordt echter weersproken door de studie uit 2015 waarvan de resultaten getoond worden door het volgende kladogram:

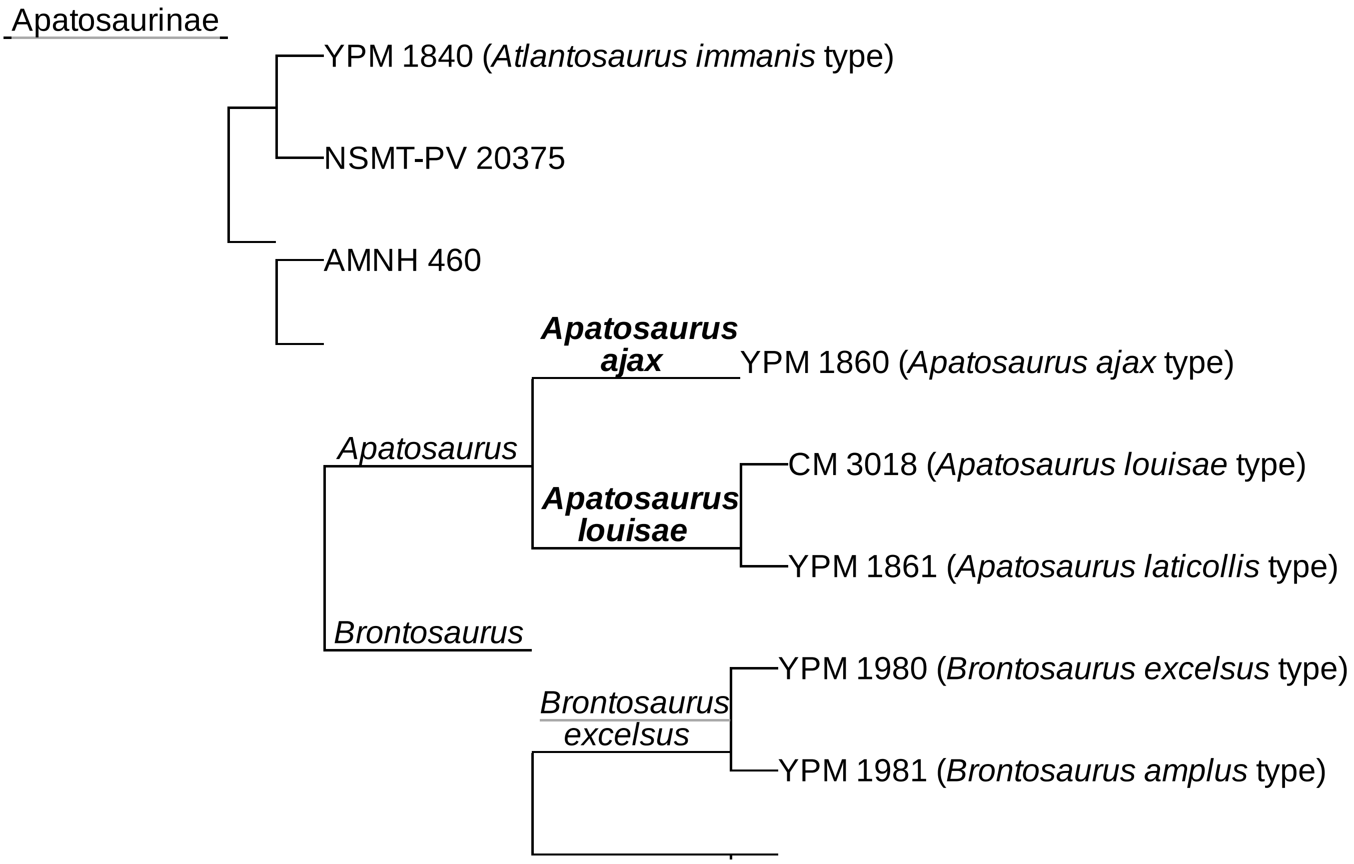
De studie uit 2015 bevestigt een positie in de Diplodocidae. De relatie tussen de verschillende soorten wordt getoond door het volgende kladogram:

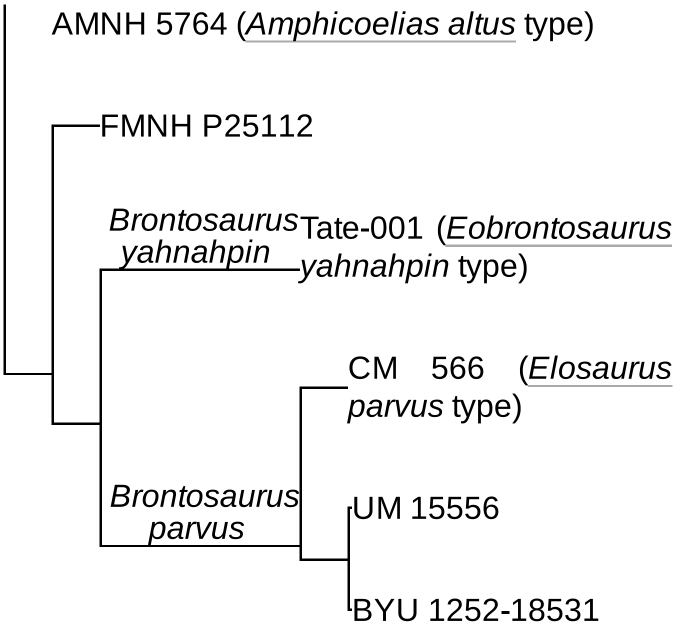



De studie uit 2015 gaf ook een stamboom voor de specimina afzonderlijk:

Een befaamd exemplaar als AMNH 460 zou volgens de studie uit 2015 in *Apatosaurus* noch *Brontosaurus* vallen

Hetzelfde geldt voor specimen NSMT-PV 20375






# Levenswijze

## Habitat en dieet

Het populaire beeld van het Mesozoïcum is dat van een wereld die gekenmerkt wordt door weelderige wouden, uitgestrekte moerassen en vele actieve vulkanen. De Morrison leek in feite echter niet op een tropisch regenwoud. Het had meer weg van een savanne, heet en erg droog, zij het dat er ook een nat seizoen was met meer regenval, die dan kleine riviertjes tijdelijk voedde en voor de overstromingen zorgde die met een modderlaag dinosauriërs bedekten en fossiliseerden. Langs de oevers daarvan stond de meeste begroeiing, die niet bestond uit loofbomen — die waren nog niet geëvolueerd — maar uit naaldbomen en verder de nu uitgestorven zaadvarens, en de toen veel groter wordende varens, palmvarens en Cycadeoidales.

De beroemde aquarel van Charles Knight: *Brontosaurus* als slome moerasbewoner met foute kop

Marsh en Cope waren eind negentiende eeuw van deze klimatologische omstandigheden slecht op de hoogte. De levenswijze van de sauropoden was een onderwerp waarover ze het bij wijze van hoge uitzondering weleens waren: die zouden in moerassen gewoond hebben, etend van de "zachte en sappige" waterplanten, het enige voedsel dat hun zwakke gebit kon verwerken, en hun logge lijf ondersteund door de opwaartse kracht van het water. Rond de eeuwwisseling werd het gebruikelijk om voor de rankere *Diplodocus* aan te nemen dat die weleens het land opzocht en zelfs op de achterpoten ging staan, maar de dikke *Brontosaurus* bleef in het water achter. In het midden van de twintigste eeuw werd hij zo het toonbeeld van een slome achtergebleven dinosauriër die in zijn dampende poel wachtte op zijn onverbiddelijke uitsterven en vervanging door de superieure zoogdiervoorouders van de mens. Dit model werd vereeuwigd door een beroemd schilderij uit 1897 (gepubliceerd in 1915) van de bekende paleontologische illustrator Charles Knight, dat honderden malen nagebootst zou worden, zodat een onuitwisbaar "ikonisch" beeld geschapen werd in de collectieve verbeelding. Het stereotype van een dinosauriër werd zo gebaseerd op de interpretatie van *Brontosaurus* als een opgeblazen gedrocht met een afhangende staart.

Eind jaren zestig begon Bakker de gedachte te propageren dat dinosauriërs warmbloedige en actieve dieren geweest waren. Voor de sauropoden toonde hij aan dat ze niet geschikt waren voor een levenswijze in het water maar met hun relatief rechte en lange poten zich juist specialiseerden in het leven op het droge land waar ze met opgeheven staart snel rondstapten op zoek naar voedsel. Door hun hoge stofwisseling zouden ze daarvan grote hoeveelheden hebben moeten verwerken; de kleine kop diende iedere dag als inlaatpunt voor honderden kilo's plantenmateriaal dat vrijwel heel werd ingeslikt, door maagstenen vermalen en door een verteringsproces in het lange darmkanaal verwerkt. Sauropoden waren daar kennelijk heel succesvol in: ondanks hun grotere formaat vormen ze het merendeel van het herbivore fossiele materiaal in de Morrison en waren veel talrijker dan kleinere planteneters als *Stegosaurus* en *Camptosaurus*. Dat betekent dat ze beslag legden op de meeste voor grote planteneters beschikbare biomassa en zelf de grootste gewervelde dierlijke biomassa vertegenwoordigden — als we kleinere dieren meerekenen zullen insecten, waaronder termieten, dominant zijn geweest.

In de Morrison leefden verschillende soorten sauropoden, die ieder een eigen niche gevuld moeten hebben. Bakker meende te weten welke *Brontosaurus* had gemonopoliseerd. Voor de diplodociden nam hij aan dat ze zich op hun achterpoten verhieven en de nek de bomen instaken. De *chevrons* waren dan een speciale aanpassing om de staart te beschermen wanneer die als een achterste steun een driepoot vormde. De hoge doornuitsteeksels boven het bekken dienden als een hefboom om het zich oprichten te vergemakkelijken. Die waren bij *Brontosaurus* extra lang, wat verklaard werd door het feit dat hij immers zwaarder was — waarom dan zijn *chevrons* kleiner waren, wist Bakker niet uit te leggen. *Diplodocus* en vooral *Barosaurus* hadden een erg lange nek en romp en deze vormen zouden de voedsellagen rond de tien en respectievelijk vijftien meter geëxploiteerd hebben; *Brachiosaurus*, die zich met zijn hoge schouders niet hoefde op te richten, reikte rond de twaalf meter en *Brontosaurus* met zijn wat kortere nek at tussen de acht en tien meter, iets boven de kleinere *Camarasaurus*. Door deze nicheverdeling zat men elkaar niet in de weg.

In de jaren negentig verkondigde Peter Dodson een alternatieve hypothese: diplodociden zouden met hun lage nek begroeiing op de grond "begraasd" hebben. Dit vond ondersteuning in de uitkomsten van het *Digimorph*-onderzoek die leken te wijzen op een geringe bewegingsvrijheid van de nek bij deze groep. Voor *Apatosaurus*, zoals het dier nu meestal genoemd werd, veranderde er echter niet zoveel: zijn korte halswervels zorgden ook binnen deze berekeningen voor een vrij groot bereik tot zeven meter hoogte. In hetzelfde decennium werd ook meer duidelijk over de voedingswijze van de diplodociden: hun tanden zouden gediend hebben als een dubbele hark waarmee naalden en twijgjes van de takken van coniferen werden geschraapt. De kop van *Apatosaurus* — als die correct geïdentificeerd is — is niet zeer verschillend van de algemene vorm bij de groep en lijkt te duiden op een identiek dieet. Waarom dan de nek zoveel breder was en de bouw veel zwaarder met een grotere buikholte voor een langer verteringstraject, blijft nog onverklaard.

## Interacties met andere dinosauriërs

*Saurophaganax* valt *Apatosaurus* aan

Dat *Apatosaurus* een groot deel van de dierlijke biomassa vertegenwoordigde, betekende ook dat hij een belangrijke potentiële voedselbron vormde voor de dieren die een stap hoger in de voedselketen stonden: de Theropoda. Botten van *Apatosaurus* met tandafdrukken van roofdieren zijn aangetroffen maar vertellen ons nog niet of die buitgemaakt zijn tijdens de jacht of als aas schoongeknaagd. In zijn leefgebied kwamen grote roofsauriërs voor als *Ceratosaurus*, *Saurophaganax* en vooral *Allosaurus*. Hoewel die laatste een lengte kon bereiken van dertien meter, was hij ook dan nog veel lichter dan een volwassen apatosaurus. Alleen al het gewicht van de sauropode maakte hem tot een riskante prooi, waaronder ieder roofdier verpletterd dreigde te worden. Daarbij kon *Apatosaurus* weliswaar niet snel wegrennen maar hij had verschillende methoden om zich te verdedigen: hij

kon zich oprichten en de aanvaller met zijn duimklauwen dodelijk omhelzen; hij kon ook blijven staan en zich met zijn zweepstaart verdedigen waarvan de punt snelheden kon bereiken die ruimschoots genoeg waren om de huid van een theropode open te laten barsten, misschien wel tot zo'n 400 m/s, zodat zelfs de geluidsbarrière doorbroken werd en als bij een echte zweep het knallende geluid de aanvaller kon conditioneren om voortaan weg te blijven. De staart was bij *Apatosaurus* echter kleiner dan bij andere diplodociden; misschien dat zijn grote lichaamskracht het belang ervan verminderde. Kenneth Carpenter heeft het gebruik als een zweep betwijfeld omdat het ontbreken van de wervelbogen impliceert dat het ruggenmerg onbedekt was en een klap de sauropode zelf weleens meer pijn gedaan kan hebben dan het bedoelde slachtoffer. Bakker meende dat het hele late Jura zich kenmerkte door een laag jachtsucces vanwege het open terrein en dat de kleinere grootte van de roofdieren daar dus niet de oorzaak maar het gevolg van was: ze konden simpelweg niet voldoende vlees verwerven om groter te groeien.

Het wordt wel aangenomen dat *Allosaurus* in jachtgroepen samenwerkte om toch de grotere prooi te verschalken. Het is echter ook mogelijk dat *Apatosaurus*, onder andere ter verdediging tegen zo'n groepsaanval, zelf in kudden leefde. Directe aanwijzingen daarvoor ontbreken echter. Er zijn geen kudden bekend die in één keer door een modderlawine bedolven en geconserveerd zijn, er zijn ook geen broedkolonies teruggevonden. De grote lichamen van de vrouwtjes waren in staat enorme hoeveelheden eieren te leggen, dus een r-strategie in de voortplanting zonder broedzorg lijkt aannemelijk; toch kan die zorg er wel degelijk geweest zijn. Er zijn enkele juveniele exemplaren bekend. Sporen zouden uitwijzen dat jonge dieren op hun achterpoten konden rennen, maar dergelijk reeksen met alleen afdrukken van de achterpoten kunnen ook veroorzaakt zijn doordat alleen de ledematen waarop het meeste gewicht rustte zogenaamde *underprints* achterlieten, samendrukkingen van iets dieper sediment. Volgens Carpenter zou *Apatosaurus* zo'n brede nek gehad hebben omdat de mannetjes, al vechtend om de vrouwtjes, met de halzen tegen elkaar sloegen.

## Voetnoot

1. Ribben zijn meestal bicapitaat (ook halswervelribben). Ze hebben dus twee koppen. Het bovenste uiteinde is het *capitulum* ("kopje"). Het *capitulum* maakt contact met een facet (een plat raakvlak) op een uitsteeksel van de wervel, de parapofyse.

## Literatuur


- Marsh, O.C. (1877). Notice of new dinosaurian reptiles from the Jurassic formation. *American Journal of Science and Arts* **14**: 514-516.
- Marsh, O.C. (1878). Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part I.. *American Journal of Science and Arts* **16**: 411-416.
- Marsh, O.C. (1879). Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part II.. *American Journal of Science, Series 3* **17**: 86-92.
- Marsh, O.C. (1881). Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part V.. *The American Journal of Science and Arts, series 3* **21**: 417-423.
- Marsh, O.C. (1883). Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part VI. Restoration of *Brontosaurus*. *The American Journal of Science and Arts, series 3* **26**: 81-85.
- Marsh, O.C. (1891). Restoration of *Triceratops*. *The American Journal of Science and Arts, series 3* **41**: 339-342.
- Hatcher, J.B. (1901). On the structure of the manus in *Brontosaurus* . *Science new series* **14** (365): 1015-1017. DOI: 10.1126/science.14.365.1015.
- Hatcher, J.B. (1901). Structure of the forelimb and manus of *Brontosaurus* . *Annals of the Carnegie Museum* **1**: 356-376.
- Peterson, O.A., Gilmore, C.W., (1902). *Elosaurus parvus*, a new genus and species of Sauropoda. *Annals of the Carnegie Museum* **1**: 490-499.
- Riggs, E.S. (1903). Structure and relationships of opisthocoelian dinosaurs, part I: *Apatosaurus* Marsh. *Field Columbian Museum, Geological series* **2** (4): 165-196.
- Matthew, W.D. (1905). The mounted skeleton of *Brontosaurus* . *American Museum Journal* **5** (2): 63-71.

- Gregory, W.K. (1905). The weight of Brontosaurus . *Science* **22**: 572.
- Holland, W. (1915). A new species of *Apatosaurus* . *Annals of the Carnegie Museum* **10**: 143-145.
- Mook, C.C. (1917). Criteria for the determination of species in the Sauropoda, with a description of a new species of *Apatosaurus* . *Bulletin of the American Museum of Natural History* **37** (16): 815-819.
- Gilmore, C.W. (1936). Osteology of *Apatosaurus*, with special reference to specimens in the Carnegie Museum. *Memoirs of the Carnegie Museum* **11** (4): 175-300.
- Lapparent, A.F. de, Zbyszewski, G., (1957). Les Dinosauriens du Portugal. *Mémoire Service Géologique du Portugal* **2**: 1-63.
- McIntosh, J.S., Berman D.S., (1975). Description of the palate and lower jaw of *Diplodocus* (Reptilia: Saurischia) with remarks on the nature of the skull of *Apatosaurus* . *Journal of Paleontology* **49**: 187-199.
- Berman D.S., McIntosh, J.S., (1978). Skull and relationships of the Upper Jurassic sauropod *Apatosaurus* (Reptilia, Saurischia). *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* **8**: 1-35.
- Bakker, R.T. (1994). The Bite of the Bronto. *Earth* **3** (6): 26-33.
- Filla, J., Redman, P., (1994). A new species of sauropod, *Apatosaurus yahnahpin* . *Wyoming Geological Association Field Conference* **1994**: 123-134.
- Filla, J.A., Redman, P.D., (1994). *Apatosaurus yahnahpin*: a preliminary description of a new species of diplodocid dinosaur from the Late Jurassic Morrison Formation (Kimmeridgian-Portlandian) and Cloverly Formation (Aptian-Albian) of the western United States. *Mémoires de la Société Géologique de France (Nouvelle Série)* **139** (Ecosystèmes Continentaux du Mésozoique): 87-93.
- McIntosh, J.S., 1995, "Remarks on the North American sauropod *Apatosaurus* Marsh". , In: A-L. Sun and Y-Q. Wang (eds.), *Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Short Papers*, China Ocean Press, Beijing pp. 119–123
- Bakker, R.T., 1998, "Dinosaur mid-life crisis: the Jurassic-Cretaceous transition in Wyoming and Colorado", In: S. G. Lucas, J. I. Kirkland, and J. W. Estep (eds.), *Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* **14**: 67-77
- Upchurch, P., Tomida, Y., Barrett, P.M., (2004). A new specimen of *Apatosaurus ajax* (Sauropoda: Diplodocidae) from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Wyoming, USA. *National Science Museum monographs* **26**: 1-118.
- Mossbrucker, Matthew T., Bakker, Robert T. and Marsh, Adam D. 2013, "Missing muzzle found: new skull material reffered to *Apatosaurua ajax* (Marsh 1877) from the Morrison Formation of Morrison, Colorado" *Geological Society of America Paper* No. 36-23
- David M. Lovelace 2014, "Developmental Failure of Segmentation in a Caudal Vertebra of *Apatosaurus* (Sauropoda)", *The Anatomical Record*. DOI:10.1002/ar.22887 (https://dx.doi.org/10.1002%2Far.22887)
- Tschopp E., Mateus O., Benson R.B.J., 2015, "A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda)" *PeerJ* 3:e857. DOI:10.7717/peerj.857 (https://dx.doi.org/10.7717%2Fpeerj.857)

Overgenomen van "https://nl.wikipedia.org/w/index.php?title=Apatosaurus&oldid=56188927"

**Deze pagina is voor het laatst bewerkt op 1 mei 2020 om 16:36.**

De tekst is beschikbaar onder de licentie Creative Commons Naamsvermelding/Gelijk delen, er kunnen aanvullende voorwaarden van toepassing zijn. Zie de gebruiksvoorwaarden voor meer informatie.
Wikipedia® is een geregistreerd handelsmerk van de Wikimedia Foundation, Inc., een organisatie zonder winstoogmerk.